Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Completoria complens Lohde, ein in Farn-prothallien schmarotzender Pilz.

Von dem w. M. M. H. Leitgeb.

(Mit 1 Tafel.)

Das Vorkommen von Pilzen auf und in Prothallien ist eine allbekannte Thatsache. Es gehören dieselben aber zum geringsten Theile eigentlichen, von den Prothallien abhängigen Schmarotzern an, sondern sind in Bezug auf ihre Ernährung überhaupt an kein bestimmtes Substrat gebunden und in der Regel diesbezüglich auch von keinem lebenden Organismus abhängig; kurz sie sind nur Saprophyten und keine echten Parasiten, was schon daraus erhellt, dass sie entweder nur die Oberfläche der Prothallien überziehen, ohne mit den Zellen durch Haustorien in Verbindung zu treten, oder sich nur in älteren Prothalliumtheilen, wo die Zellen schon abgestorben oder wenigstens im Absterben begriffen sind, vorfinden.

Doch findet man an und in den Prothallien auch unzweifelhaft echte Schmarotzer. So beschrieb z. B. Sadebeck [1] ein in den Prothallien von *Equisetum* vorkommendes *Pythium*, und Lohde [2] fand drei verschiedene Saprolegnieen in Farnprothallien. Von einer derselben, die er *Completoria complens* nannte, gibt er eine ausführlichere Beschreibung, die ich hier vollinhaltlich anführe, weil ich glaube, dass sie denselben Pilz betrifft, dessen Lebensgeschichte in dieser Abhandlung beschrieben werden soll.

„Der Pilz besteht aus einem breiten, wurmförmig hin- und hergewundenen Schlauche mit dichtem, dunklem Plasmainhalte und zarter Membran und füllt eine Zelle des Prothalliums prall

[1] J. Cohn: Beiträge zur Biologie der Pfl. Bd. I, Heft III.

[2] Tagblatt der Naturforscherversammlung zu Breslau 1874.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

aus. Die Wände der befallenen Zelle bräunen sich und das Chlorophyll schrumpft. Die Infection der benachbarten Zellen geschieht dadurch, dass der Pilz einen feinen Fortsatz in eine dieser Zellen treibt. Derselbe schwillt an seinem Ende keulig an und treibt nun unregelmässige Aussackungen, welche schliesslich die Zelle völlig ausfüllen und einen breiten wurmförmigen Schlauch bilden. Sein Wachsthum geschieht zunächst auf Kosten des Mutterschlauches; denn je mehr er sich vergrössert, um so zahlreicher werden die Vacuolen in jenem und um so heller sein Inhalt. Der Pilz wandert gewissermassen von einer Zelle zur andern unter jedesmaliger Häutung. Oft findet man nur noch die Membran des entleerten Schlauches in der verlassenen Prothalliumzelle. Die Sporen bilden sich in verschiedener Anzahl (1—3), und zwar auf folgende Weise: An gewissen Punkten sammelt sich das Plasma zu Kugeln von besonderer Dichtigkeit an und scheidet nach einander vier Membranen von verschiedener Dicke aus. Am dicksten ist diejenige, welche dem verhältnissmässig dicken Endospor anliegt. Die Farbe der Membran ist gelblich, der Inhalt der Spore ebenfalls. Derselbe zeichnet sich ferner durch seinen reichen Gehalt an Öltröpfchen aus. Die Keimung der Sporen gelang nicht; doch werden sich wahrscheinlich aus ihnen Schwärmer entwickeln, da auch solche Zellen des Prothalliums Schläuche in ihrem Innern zeigen, welche von ganz gesunden Zellen umgeben waren, und von diesen also keine Infection erfahren konnten“.

Ich beobachtete den Pilz zuerst im Vorjahre auf Prothallien von *Pteris cretica* und fand ihn später auf denen von *Aspidium falcatum*, welche Pflanze mir auch vorzugsweise das Material zu den Untersuchungen lieferte. Später gelang es mir — einfach durch Übertragung inficirter Prothallien in reine Culturen — ihn auch auf mehreren *Gymnogramme*-Arten, dann auf *Ceratopteris thalictroides*, *Ceratodactylis osmundoides*, *Lomaria Gibba* etc. zu cultiviren, und ich fand überhaupt keine Art, welche dem Pilze nicht als Wirth dienen könnte. Aber er ist auch nicht an die erste Generation der Farnpflanze gebunden, denn ich fand ihn an den ersten Blättern von *Pteris cretica* und *Aspidium falcatum*, allerdings nicht auf späteren. Andererseits scheint er über die Farngruppe nicht hinauszugreifen. So gelang mir nie die Cultur auf

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Laub- oder Lebermoosen, und es scheinen auch die Algen diesem Schmarotzer gegenüber durchaus immun zu sein.

Da der Pilz — wie wir später sehen werden — von der Zelle, in welche die Einwanderung von aussen stattgefunden hat, in der Regel nur in die ringsum benachbarten Zellen vordringt und sich somit nie vom Infectionsorte aus über weitere Strecken ausbreitet, so leiden Prothallien, welche nur von wenigen Pilzindividuen bewohnt sind, nur insoweit, als die inficirten Zellen inhaltärmer werden und sich bräunend, endlich absterben, während die vom Pilze nicht befallenen Zellen, auch die unmittelbar anliegenden vollkommen gesund bleiben. Die einzelnen Pilzcolonien erscheinen dann als kleine, mit freiem Auge kaum sichtbare gebräunte Flecken, an Stelle welcher an älteren Thallustheilen, wo die Zerstörung der Zellen vollendet ist, Löcher vorhanden sind, deren Umgrenzung immer genau der Begrenzung der inficirten Zellengruppe entspricht.

Prothallien, welche von nur wenigen Pilzindividuen bewohnt sind, zeigen somit auch durchaus keine krankhaften Erscheinungen, und schreiten zur Entwicklung der Geschlechtsorgane fort, ja bilden selbst — sei es auf geschlechtlichem Wege, sei es im Wege vegetativer Sprossung (apogame Farne) — normal entwickelte Pflänzchen aus. Nur dort, wo zahlreiche Schmarotzer sich ansiedeln, wird das normale Wachsthum gestört und es entwickeln sich aus den gesundgebliebenen Zellen zahlreiche, zungenförmige, oft nur aus einer Zellenreihe bestehende Sprossungen, wie man sie auch in reinen, aber schlecht gehaltenen Culturen (zu grosse Feuchtigkeit und zu geringe Beleuchtung) erzielen kann. Aber auch vor Bildung dieser Sprossungen, ja selbst vor dem Absterben der inficirten Zellgruppen haben solche stark inficirte Prothallien ein etwas verändertes Ansehen. Sie zeigen nämlich nicht die sattgrüne Farbe gesund gebliebener und das Gewebe erscheint bei Lupenbetrachtung viel lockerer, beides in Folge davon, dass die inficirten, aber noch grünen Zellen fast auf das Doppelte vergrössert sind.

Die strenge Localisirung des Pilzes auf die Infectionsstelle und die, wie wir später sehen werden, verhältnissmässig geringe Vermehrung bringen es mit sich, dass der Pilz ganzen Culturen nur selten gefährlich werden kann. Wohl aber stellen sich häufig

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

andere Fadenpilze ein, die namentlich von den durch unseren Schmarotzer getödteten Zellen aus das Gewebe des Prothalliums durchwuchern, oder dasselbe auch ganz überdecken.

Der eben erst durch Einwanderung von aussen eingedrungene Pilz stellt eine kugelige Zelle dar, die, mit einer stielförmigen Verlängerung an einer Aussenwand der Wirthzelle haftend, ungefähr die Mitte der Zelllumens einnimmt. Der Inhalt besteht aus sehr feinkörnigem Protoplasma. Die Wand ist ungemein zart und kann erst nach Anwendung wasserentziehender Mittel sichtbar gemacht werden. Der Stiel ist meist bis zur Hälfte von einer dicken tiefbraungefärbten Scheide umgeben, welche mit einer höckerartigen Verdickung unmittelbar in die Aussenwand der Wirthzelle übergeht, welche daher, von aussen betrachtet, an dieser Stelle einen braunen, verschwommen berandeten Flecken zeigt, in dessen Mitte ein heller Punkt — als Durchschnitt des vom Stiele der Pilzzelle eingenommenen Canales — zu sehen ist. In den meisten Fällen lässt sich eine Fortsetzung des Pilzfadens nach aussen nicht wahrnehmen, ja es ist selbst eine Fortsetzung desselben durch den äusseren Theil der höckerartig verdickten Scheidenbasis häufig nicht zu erkennen. In anderen Fällen aber liegt an der gebräunten Stelle der Aussenwand ein geschrumpftes inhaltsleeres Zellchen, wie wir später sehen werden, die Zellhaut der gekeimten Conidie.

In diesem Stadium der Pilzentwicklung zeigt die befallene Zelle noch ein durchaus gesundes Ansehen und auch die Vertheilung des Inhaltes scheint nur insoweit etwas geändert, als die Chlorophyllkörner die Stelle rings um den braunen Flecken frei lassen. Ich werde später, bei Besprechung der Keimung der Conidien und der Art des Eindringens des Keimschlauches, noch Gelegenheit haben, auf die Lagerung des Parasiten in der Zelle und auf die Vertheilung des Inhaltes zurückzukommen, und will vorerst die Weiterentwicklung des Pilzes darlegen:

Die sich vergrössernde Zelle wird bald durch zahlreiche, unregelmässige Aussackungen vielfach und höchst unregelmässig gelappt und füllt endlich die sich oft um das Doppelte vergrössernde Wirthzelle mehr weniger vollständig aus (Fig. 8). Dabei treten in dem Inhalte zahlreiche Vacuolen auf, deren eine immer regelmässig hinter dem Scheitel jeder Aussackung vor-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

kommt. Wo solche Aussackungen die Seitenwände der Nachbarzellen berühren, senden sie durch diese einen feinen Fortsatz in dieselben, der, in gleicher Weise an seiner Basis umscheidet, an seiner Spitze ebenfalls zu einer kugeligen Blase anschwillt, die sich ganz ähnlich wie jene in der primär inficirten Zelle verhält und ausbildet. In der Regel tritt in jede Zelle nur ein Ast ein; aber man findet auch zwei, selbst drei Äste eingedrungen, wie andererseits manchmal Zellen ganz verschont bleiben. Die Vergrösserung der Zweige, namentlich die primäre kopfförmige Anschwellung der Spitze des eben eingedrungenen Fortsatzes, erfolgt durch Einströmen des Inhaltes aus der centralen Zelle, das bei günstig gelegenen Objecten und starken Vergrösserungen direct verfolgt werden kann und ganz den Eindruck der Lappenbildung an einem Plasmodium gewährt, um so mehr, als der eingedrungene, noch stielförmige Fortsatz aus durchaus homogener hyaliner Substanz zu bestehen scheint, und selbst während der Anschwellung seines Endes eine Membran optisch nicht nachzuweisen ist. Diese ist auch später noch nicht erkennbar, ja selbst wenn schon die Lappenbildung begonnen hat, wäre man noch immer lieber geneigt, in dem Pilze eher ein plasmodienartiges Gebilde zu erkennen. Doch lässt sich die Membran bei Anwendung wasserentziehender Mittel in der Regel nachweisen, und ich glaube, dass diese auch vom Anfange an und immer vorhanden ist. Da die Vergrösserung der in die Nachbarzellen übergetretenen Zweige, wie oben erwähnt, anfangs auf Kosten des Mutterschlauches geschieht, so wird dieser vorerst inhaltärmer, ja es erscheinen öfters einzelne Aussackungen, in Folge des Auftretens sehr grosser, sie ganz erfüllender Vacuolen, wie entleert. Es verdient aber hervorgehoben zu werden, dass sämmtliche Verzweigungen auch die in die Nachbarzellen eingedrungenen unter sich in directer Communication stehen und somit einer Zelle angehören. Völlig beweisend dafür ist folgende Beobachtung, die ich mehrmals zu machen Gelegenheit hatte: Der Pilz zeigte etwa den in Fig. 1 dargestellten Entwicklungszustand. Nach Anwendung verdünnter Kochsalzlösung strömte der Inhalt aus einem Zweige einer Nachbarzelle durch den Stiel in die Centralzelle, d. h. in eine dort liegende, anscheinend entleerte Aussackung des Mutterschlauches zurück, und nach weiterem Zusatze von Wasser füllte

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sich die in der Nachbarzelle zurückgebliebene geschrumpfte Blase (Zellhaut) in Folge abermaligem Einströmens von Plasma wieder vollständig mit Inhalt an. Mit der Aussendung der von der aussen inficirten Zelle in die Nachbarzellen eindringenden Zweige hat nun der Pilz den Höhepunkt seiner vegetativen Entwicklung erreicht (Fig. 1), und nur selten kommt es vor, dass er auch noch in weitere Zellen eindringt. Es findet also eine „Wanderung von Zelle zu Zelle unter jedesmaliger Häutung", wie es Lohde beschreibt, nicht statt; im Gegentheile beobachtet man, dass die durch Aussendung von Ästen in die Nachbarzellen inhaltsärmer gewordenen, in der primär inficirten Zelle gelegenen Partien sich wieder stärker mit Inhalt füllen, was vorerst auf Kosten des noch vorhandenen Inhaltes der Wirthzelle geschieht, in der sich nun erst durch das Verschwinden der Chlorophyllkörner und durch die über alle Wände sich erstreckende Bräunung die Wirkung des Schmarotzers geltend macht.

Der Pilz vermehrt sich durch Conidien und Dauersporen. Die Bildung der ersteren tritt wohl regelmässig dann ein, wenn der Pilz jenen oben beschriebenen Entwicklungszustand (Fig. 1) erreicht hat und geht von den in der primär inficirten Zelle gelegenen Schlauchtheilen aus. Sie wird dadurch eingeleitet, dass die an eine der beiden Aussenwände anstossenden Aussackungen fast in ihrer Breite die Wand durchbohren und sich zu Schläuchen verlängern, die an ihrer Spitze kopfig anschwellen. Die Anschwellung (15—20 Mm. mittl. Durchm.) wird nun durch eine Querwand als Conidie abgegliedert, die nach ihrer vollen Ausbildung abgeschleudert wird (Fig. 9).

So lange die Conidie noch am Tragfaden haftet, sitzt sie diesem mit breiter Basis auf. Nach der Abtrennung erscheint sie aber durch eine kegelförmige Hervorstülpung der Insertionsstelle birnförmig. Ihr Inhalt ist feinkörnig, nur die kegelförmige Ausstülpung erscheint hyalin, nicht in Folge einer gallertartigen Beschaffenheit des früher die Querwand bildenden Membranstückes, als vielmehr wegen Ansammlung hyalinen Inhaltes an dieser Stelle, wovon man sich durch Contraction des Inhaltes mittelst wasserentziehender Mittel leicht überzeugt. Es ist allerdings wahrscheinlich, dass auch die Membran an dieser Stelle wenigstens an der Oberfläche eine gallertartige Beschaffenheit

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

besitzt, da die Conidien gerade mit diesem Theile am Substrate kleben bleiben. Ich werde diesen hyalinen, zitzenartigen Fortsatz der Conidie als ihren „Nabel" bezeichnen (Fig. 10 *a*, Fig. 12 und 13).

Die Conidie ist sogleich nach ihrer Abschleuderung keimfähig. Unter günstigen Verhältnissen (in feuchter Luft) wächst sie an einer beliebigen, doch vom Nabel etwas abseits liegenden Stelle zu einer ihr an Grösse und Gestalt ähnlichen Blase heran (Fig. 10, 12), in welche bald der ganze Inhalt übertritt, worauf die Bildung einer Querwand stattfindet. Erfolgte die Bildung dieser „Keimblase" nicht an der Oberfläche einer geeigneten (nicht zu alten) Prothalliumzelle und in feuchter Luft, so geht sie unter allmäligem Verschwinden ihres Inhaltes und Schrumpfung der Membran zu Grunde. An der geeigneten Nährzelle aber erscheint die Keimblase schon vor ihrer völligen Ausbildung an der Berührungsstelle haftend, in späteren Stadien keulenförmig und etwas gebogen, was, wie ich glaube, eben Folge jener das Längenwachsthum störenden Anheftung ist; wie etwa ein vorgeschobener biegsamer Stab, an einer Stelle seiner vorderen Hälfte fixirt, sich krümmen müsste (Fig. 5).

Unmittelbar nach erfolgter Anheftung macht sich der Angriff auf die Nährzelle dadurch erkennbar, dass die Chlorophyllkörner von der Berührungsstelle zurückweichen und hier die Membran sich zu bräunen beginnt. Dabei sendet die Keimblase einen dünnen fadenförmigen Fortsatz in die Nährzelle, und zwar in der Weise, dass die äusseren Schichten der Membran durchbohrt, die inneren aber eingestülpt werden (Fig. 3, 4, 6). Es entsteht so ein der Innenfläche der Membran aufgesetzter, sehr bald sich bräunender Höcker, der durch den sich verlängernden Keimfaden an der Spitze entweder sogleich durchbrochen wird, oder früher noch zu einer längeren oder kürzeren Scheide vorgeschoben wird. In beiden Fällen wächst der Keimfaden nach der endlichen Durchbrechung der Membran noch in gleicher Breite in den Zellraum hinein und bildet so einen über die Scheide vorspringenden hyalinen Stiel, an dem — so wenig als an den wachsenden Hyphenspitzen so vieler Pilze — eine Differenziirung von Membran und Inhalt absolut nicht wahrzunehmen ist (Fig. 7). Dasselbe ist anfangs auch mit der nun anschwellenden Spitze der Fall. Bald

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

jedoch erfolgt ein Einströmen des Körnerplasmas aus der Keimblase, das zur Folge hat, dass in kürzester Zeit eine die Grösse einer Conidie nahezu erreichende Kugel gebildet ist (Fig. 7 h_1). Dies ist nun der Eingangs beschriebene Jugendzustand des eingedrungenen Pilzes, und es erklärt sich nun auch aus dem eben Gesagten die höckerförmige Anschwellung an der Basis der Scheide und ebenso das hie und da zu beobachtende Fehlen einer solchen.

Es ist ungemein schwierig und gelingt nur in den seltensten Fällen, ein und dasselbe Individuum von der Keimung der Conidie an, bis wieder zur Conidienbildung zu beobachten. Nie gelang mir dies am Objectträger unter dem Deckgläschen, obwohl die Prothallien dem Anscheine nach durch mehrere Tage vollkommen gesund blieben. Der Pilz sistirt gar bald seine Entwicklung, und wenn man auch an solchen Präparaten hier die Bildung von Ausstülpungen, dort das Vordringen in die Nachbarzellen, oder das Herauswachsen der zur Conidienbildung bestimmten Schläuche beobachtet, so genügen diese an verschiedenen Individuen gemachten Beobachtungen nicht, abgesehen davon, dass an solchen Präparaten weder das Eindringen der Keimfäden, noch die Conidienbildung je stattfindet. Die beiden letztgenannten Vorgänge erfolgen nur in feuchter Atmosphäre, und werden entweder sogleich sistirt, wenn die Pflanzen zum Zwecke der Untersuchung übertragen werden oder verlaufen zum mindesten in abnormer Weise. Aber auch das in den Prothalliumzellen vegetirende Mycel ist kaum weniger empfindlich und geht fast regelmässig zu Grunde, wenn man die Prothallien behufs wiederholter Untersuchung auf den Objectträger überträgt.

Am besten bewährte sich mir noch folgendes Culturverfahren:

Ein aus einem grösseren Deckgläschen geschnittener Streifen wird am Objectträger so aufgelegt, dass sein Ende etwa bis in die Mitte desselben reicht. An diesem Ende wird das Prothallium aufgelegt, und zwar so, dass dessen ältere, womöglich mit einigen unverletzten Rhyzoiden besetzten Theile über den Rand des Glasstreifens und auf den Objectträger zu liegen kommen. Man bildet nun durch einen nassen Papprahmen eine feuchte Kammer, die mit einem dünnen Glimmerplättchen als Deckel verschlossen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wird. Die Elasticität des Glimmers gestattet nämlich die Beobachtung des Objectes in verschiedenen Tiefen, und es wird dadurch ohne Öffnung der Kammer möglich, die Spitze der conidienbildenden Schläuche und die Prothalliumzellen selbst — sei es behufs Beobachtung einer eventuellen Keimung von Conidien an ihrer Oberfläche, oder der Vegetation des Pilzes innerhalb der Zellen — mit der wünschenswerthen Deutlichkeit zu verfolgen, wobei durch die von Zeit zu Zeit wiederholte Befeuchtung des dem Aussenrande des Glasstreifens aufliegenden Papprahmens auch dem Objecte das nöthige Wasser capillar zugeführt wird. [1]

An dergestalt hergerichteten Culturen verfolgte ich nun die Entwicklung des Pilzes einige Male vollständig, mehrere Male aber wenigstens durch mehrere Entwicklungsphasen. Ich führe ein paar Beobachtungen beispielsweise an: Am 24. April bildete eine an der Oberfläche einer Prothalliumzelle liegende Conidie ihre Keimblase. Am nächsten Tage war diese entleert und der Pilz eingedrungen. Am 1. Mai war die inficirte Zelle von dem vielfach gelappten Schlauche erfüllt; am 3. Mai war der Pilz in die umliegenden Zellen vorgedrungen. Schon am 5. Mai brachen die ersten conidienbildenden Schläuche aus der mittleren Zelle hervor; die Conidienbildung begann und dauerte auch am nächsten Tage noch fort. Der Pilz vollendete also die hier geschilderte Entwicklung in 12 Tagen. Es ist aber wahrscheinlich, dass er dies unter günstigeren Vegetationsbedingungen auch in kürzerer Zeit fertig bringt.

An einem anderen Objecte dauerte die Conidienbildung durch $2^1/_2$ Tage, und es wurden jedenfalls mehr als 40 Conidien abgeworfen.

Eine andere Beobachtung ist folgende: In einer Prothalliumzelle fand ich am 6. Mai eine noch ungelappte Kugel; am nächsten

[1] Statt des Glasstreifens kann man auch Streifen aus Hollundermark oder aus Seidenpapier anwenden, doch gebe ich ersterem entschieden den Vorzug. Bei Auswahl der Glimmerplättchen ist Sorge zu tragen, dass sie keine Risse und Sprünge besitzen, da sie sich sonst in Folge des eindringenden und sich condensirenden Wasserdampfes so trüben, dass eine genauere Beobachtung des Objectes unmöglich wird. Dagegen hindern die an ihrer Innenfläche sich niederschlagenden Wassertröpfchen die Beobachtung nicht wesentlich.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Tage wurden die Ausstülpungen sichtbar, am 12. Mai waren die Zweige in alle umliegenden Zellen eingedrungen; am 16. begann die Conidienbildung aus der mittleren Zelle. Es gäbe dies ungefähr dieselbe Entwicklungszeit wie in dem früheren Falle.

Die Bildung der Conidien — von beginnender Anschwellung des Schlauchendes bis zum Abschleudern der Conidien — geht ziemlich rasch vor sich und benöthigt, wenn der Process normal stattfindet, nicht viel mehr als eine halbe Stunde. Jeder Schlauch bildet nur eine Conidie und collabirt nach Abwerfung dieser und wird sehr bald unkenntlich.

Wenn man Objecte zur Beobachtung erhält, in welchen die Conidienbildung aufgehört hat, so sind die aus der Nährzelle ausgetretenen Schlauchtheile nicht mehr erkennbar, und sie selbst erscheint erfüllt mit den vielfach gewundenen und verschlungenen entleerten Schlauchtheilen, während die in den Nachbarzellen sich ausbreitenden Äste noch mit körnigem, aber allerdings vacuolenreichem Plasma erfüllt sind. Solche Objecte, die überhaupt sehr häufig zur Beobachtung gelangen, hat wohl auch Lohde vor sich gehabt und dies ihn zu der Bemerkung verleitet: „der Pilz wandere unter jedesmaliger Häutung von Zelle zu Zelle“, Ich glaube nämlich, dass die Bedeutung dieser in die Nachbarzellen eindringenden Äste, wenigstens in den meisten Fällen darin besteht, den in der centralen Prothalliumzelle liegenden Schlauchtheilen die zur Conidienbildung nothwendigen Stoffe zuzuführen und so gewissermassen als Haustorien zu fungiren. Es ist nämlich wohl zu beachten, dass zur Zeit, als die Conidienbildung ihren Anfang nimmt, der Inhalt der Nährzelle zum grössten Theile schon aufgezehrt ist. Nun zeigt aber eine einfache Schätzung, dass die Substanzmenge, welche den producirten Conidien (40 und mehr) entspricht, weit grösser ist als die, welche in den in der Centralzelle gelegenen Pilztheilen vorhanden ist, und es ist ja gar keine andere Möglichkeit, als dass das Plus aus den Nachbarzellen zugeführt wird. Weiters beobachtete ich nie an den oben beschriebenen und ähnlichen Objecten eine spätere Conidienbildung auch aus den Nachbarzellen; es gingen vielmehr die dort befindlichen Pilzäste endlich zu Grunde. Wohl beobachtet man öfters Prothallien, wo die Conidienbildung zweifellos aus zwei benachbarten Prothalliumzellen stattgefunden hat, aber in

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

solchen Fällen konnte ich fast jedesmal die Infection beider Zellen von aussen (durch Conidien) nachweisen, worauf ja die den Aussenwänden ansitzenden Scheiden auf das Unzweifelhafteste hindeuten.[1]

Ich will aber nicht bestreiten, dass auch die in der Regel als Haustorien fungirenden Seitenäste Conidien bilden können. Es wird dies wohl dann der Fall sein, wenn in der Centrallzelle die Conidienbildung nicht lange gedauert und somit nicht zur Erschöpfung des Mycels geführt hat, und dürfte vielleicht auch dann stattfinden, wenn der Pilz noch in weitere Zellen eingedrungen ist und somit seinen Ernährungsrayon vergrössert hat. Andererseits kann aber der Pilz auch ohne Bildung von Seitenästen und somit ohne Inanspruchnahme des Nährmateriales mehrerer Prothalliumzellen zur Conidienbildung gelangen, in welchem Falle dann allerdings, dem geringeren Vorrathe von Nährmaterial entsprechend, auch viel weniger Conidien gebildet werden. Ich fand dies mehrere Male an Prothalliumtheilen, die nur aus einer Zellenreihe bestanden, obwohl in solchen die Conidienbildung in der Regel unterbleibt und nur Dauersporen gebildet werden.

Die Bildung der Dauersporen erfolgt während des ganzen Jahres, nimmt aber in den aufeinander folgenden Conidiengenerationen in dem Masse zu, als die Conidienbildung abnimmt. Während der beiden Jahre, als ich den Pilz beobachtete, fand ich an den spontan inficirten Prothalliumculturen durch längere Zeit nur Conidienbildung, und erst mit dem Absterben der Culturen traten immer häufiger, und zwar besonders an den fadenförmigen Adventivzweigen auch Dauersporen auf. Ich glaube aber nicht, dass die Bildung der Dauersporen nur in Folge des im Entwicklungsgange des Pilzes gelegenen Generationswechsels eingeleitet wird, sondern bin vielmehr der Ansicht, dass ungünstigere Ernährungsverhältnisse in jeder Generation die Bildung von Dauersporen begünstigen.[2]

---

[1] Es verdient bemerkt zu werden, dass eine von einer Nachbarzelle aus inficirte Zelle auch durch Conidien inficirt werden kann und umgekehrt. Es müssen aber in solchen Fällen beide Infectionen ziemlich gleichzeitig stattfinden.

[2] Auch für die Bildung der Dauersporen von *Synchytrium Succisae* glaubt Schrötter (Cohn: Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. 1,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

So erkläre ich mir die Thatsache, dass gerade in fadenförmigen Prothallien — seien sie nun Adventivzweige oder direct aus der Spore hervorgegangen — in den meisten Fällen nur Dauersporen und nicht Conidien gebildet werden,[1] und dass die Bildung von Dauersporen an Prothallien, die unter dem Deckgläschen gehalten werden, nicht selten eintritt. In der durch das kümmerliche Vegetiren der Prothallien, respective in ihrem Absterben begründeten mangelhaften Ernährung des Pilzes mag auch folgende Beobachtung ihre Erklärung finden: Eine aus Sporen gezogene Prothalliencultur, welche üppig gedieh, war spontan und ungemein stark vom Pilze befallen worden, so dass fast jedes der breit bandförmigen Prothallien mehrere Pilzcolonien beherbergte. Durch irgend einen ungünstigen Umstand — ich weiss nicht, zu grosse Trockenheit oder zu starke Besonnung — verkümmerte die Cultur; die Prothallien verloren ihr Chlorophyll, es traten dafür aber auffallend grosse Stärkekörner auf und die Zellwände erschienen gebräunt. Dabei ging auch ein Theil der Pilzcolonien zu Grunde, aber die grösste Zahl derselben hatte Dauersporen gebildet, und es war kaum ein inficirtes Prothallium zu finden, in dem nicht deren mehrere vorhanden gewesen wären.

Die Bildung der Dauersporen hat auch Lohde gesehen und richtig beschrieben: Der plasmatische Inhalt des eine Wirthzelle mehr weniger erfüllenden Schlauches, respective Schlauchcomplexes ballt sich zu einer oder mehreren Kugeln, die sich mit Membranen umgeben. Die Zahl der Sporen richtet sich nach der Grösse des Schlauches. Zeigt er ein älteres Entwicklungsstadium, d. h. ist die primäre kugelige Blase schon in zahlreiche Aussackungen ausgewachsen, so bilden sich auch mehrere (bis vier) Concentrationspunkte, auf welche sich der plasmatische Inhalt zusammenzieht; hat aber die Lappenbildung erst begonnen, so entsteht häufig auch nur eine einzige Spore (Fig. 17, 18). Es

---

Heft I, pag. 27) eine nicht ausreichende Ernährung als Grund annehmen zu sollen. Für viele andere niedere, pflanzliche Organismen werden ja bekanntlich ähnliche Angaben gemacht.

[1] Ebenso finden sich an flächenförmigen Prothallien die Dauersporen vorzüglich in den Randzellen, wo die Inanspruchnahme von Nachbarzellen behufs Bezuges von Nährmaterial ebenfalls beschränkt ist.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

erinnert der ganze Vorgang gar sehr an die Bildung der Eier in den Oogonien der Saprolegnieen, und die Ähnlichkeit ist noch grösser, wenn man die parthenogenetischen Formen zum Vergleiche herbeizieht. Ich habe auch Zeit und Mühe nicht gescheut, um einem immerhin möglichen Geschlechtsacte, von dem etwa die Membranbildung an den Protoplasmakugeln (Eiern) abhängig wäre, auf die Spur zu kommen. Es wäre ja möglich, dass einer oder einige der Schlauchäste sich zu Antheridien umbilden könnten, und dass ein Befruchtungsact — ähnlich dem der Saprolegnien — stattfände. Bei der Kleinheit der Objecte und der dichten Verschlingung der Äste könnten Geschlechtsorgane wie der Befruchtungsact immerhin leicht der Beobachtung entgehen. Aber ich habe nie etwas derart zu Deutendes gesehen. Man erhält allerdings öfters Bilder, welche, der Oberfläche der Spore aufliegend, einen oder ein Paar entleerte Schläuche zeigen (Fig. 17, 16), und man könnte versucht sein, im Hinblicke auf ähnliche Bilder bei Saprolegnien und Peronosporeen, letztere als entleerte Antheridien zu deuten; aber jede genauere Untersuchung ergibt dann, dass sie einfache Aussackungen des Schlauches darstellen, welche durch das Zurückweichen des Protoplasmas (behufs der Sporenbildung) entleert wurden. Ich stehe daher nicht an, die Dauersporen als auf ungeschlechtlichem Wege gebildet zu erklären.

Die Grösse der kugeligen Sporen (Fig. 18) schwankt von 18—25 Mm. Sie sind im Allgemeinen um so kleiner, je mehr derselben innerhalb des eine Wirthzelle bewohnenden Schlauchcomplexes gebildet werden. Der Inhalt besteht aus gleichmässig grobkörnigem, fettreichen Protoplasma, doch findet sich öfters auch ein grosser Öltropfen. Die Membran besteht aus drei Schichten. Die äusserste, hie und da braun gefärbte, und die innerste, immer farblose, sind dünn, die mittlere dagegen ist ungemein mächtig stark lichtbrechend und hell, zeigt häufig selbst wieder deutliche Schichtung und erscheint dort, wo sie besonders stark entwickelt ist (öfters bis auf $^1/_3$ des Durchmessers der ganzen Spore), selbst wieder in zwei Schalen differenzirt. Cellulosereaction wurde an keiner der Schichten je beobachtet. So lange die Membran der Prothalliumzelle noch nicht zerstört ist, sind die in ihr eingeschlossenen Sporen ferner immer noch

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

von der ursprünglichen gebräunten Membran des Schlauches (Mutterzelle) umschlossen, die viele den zahlreichen Aussackungen entsprechende Falten erkennen lässt, und bei einzeln gebildeten Sporen wie eine faltige der Spore selbst angehörige Membran erscheint. Es sind diese Verhältnisse ohne Schwierigkeit dort zu erkennen, wo die Spore, respective Sporen noch innerhalb der allerdings abgestorbenen und mit gebräunter Membran versehenen Nährzelle liegen, und um so deutlicher, je weniger Inhaltsreste in dieser noch vorhanden sind. In anderen Fällen aber bilden die letzteren, der Oberfläche der die Spore, respective Sporengruppe umschliessenden Mutterzellmembran dicht aufliegend, eine fast undurchsichtige Kruste, und man ist dann kaum im Stande, die Contouren der einzelnen Sporen zu erkennen.

Von der oben erwähnten Prothalliumcultur, in welcher der Pilz reichlich Dauersporen gebildet hatte (im Winter 1880), wurde die eine Hälfte im Warmhause weiter cultivirt, die andere bei Seite gestellt und einer allmäligen Austrocknung überlassen. An ersterer bildeten sich aus den noch am Leben gebliebenen Prothalliumzellen zahlreiche fädige oder bandförmige Adventivsprossen, an denen aber bis jetzt (Juni 1881) nie Pilzcolonien beobachtet wurden, ein Beweis, dass die Vegetation des Pilzes vollkommen sistirt war, also eine Vermehrung durch Conidien nicht stattfand und eine Verjüngung aus den Dauersporen noch nicht eingetreten war. Die alten Prothalliumtheile, in denen die Dauersporen sich gebildet hatten, waren inzwischen grossentheils durch Verwesung zerstört worden. Ich konnte aber im Substrate nur wenige Sporen auffinden, was ebensowohl durch ihr denn immer doch spärliches Vorkommen, als auch durch den Umstand erklärlich wird, dass die krustenartige, sie überziehende Decke, die durch anhaftende Detrituspartikelchen noch undurchsichtiger wurde, ihre Unterscheidung von gewöhnlichen Substratklümpchen kaum mehr gestattete. Die wenigen, zufällig theils ganz isolirten, theils insoweit von ihrer Kruste befreiten, dass eine genauere Beobachtung möglich war, zeigten sich aber noch vollkommen unverändert. Dasselbe gilt auch für einen grossen Theil jener, die in noch nicht zerstörten Prothalliumzellen eingeschlossen zur Beobachtung gelangten. Neben diesen unveränderten befanden sich aber auch solche mit feinkörnigem Inhalte, dann andere, die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

etwas vergrössert in dem ähnlich veränderten Inhalte eine Vacuole einschlossen. Weiters fanden sich in Zellen, die sich durch die noch deutlich erhaltenen und durch ihre tiefbraune Farbe auffallend hervortretenden Scheidenstiele als frühere Wohnstätten des Pilzes auswiesen, grössere bis 30 Mik. Durchmesser erreichende Blasen, mit dünner einfacher Membran und feinkörnigem Inhalte, der mit zahlreichen Vacuolen oft so reichlich durchsetzt war, dass der Inhalt ein schaumiges Ansehen gewann. Sie hafteten öfters an der Spitze des Scheidenstieles. Es war also wohl ziemlich wahrscheinlich, dass sie veränderte Dauersporen darstellten, eine volle Gewissheit konnte ich mir aber nicht verschaffen, und erst die nun zu beschreibenden Culturen machten mir dies zweifellos.

Von dem eingetrockneten Sporenmateriale wurden nun vom April an und in Zwischenräumen von ein paar Wochen fortwährend Aussaaten gemacht; theils durch einfache Wiederbefeuchtung mit vertrockneten Prothallien besetzter Bodenstücke, theils durch Übertragung aufgeweichter Prothallien in Flüssigkeitstropfen oder auf Deckglassplitterchen [1] im feuchten Raume, oder auf gut gereinigtem, von unten her feucht gehaltenen Bimsstein. In allen diesen Culturen zeigte im Laufe des Monates Juni ein grosser Theil der Sporen die gleichen oben beschriebenen Veränderungen und bildete sich zu jenen oben erwähnten, stark vergrösserten Blasen um. Der früher grobkörnige Inhalt wurde feinkörnig; unter Grössenzunahme der Spore traten Vacuolen auf, endlich erfolgte eine Sprengung der zwei äusseren Sporenhäute, die durch rasche Ausdehnung des noch von der Innenhaut umschlossenen Sporenkörpers abgestreift wurden und öfters noch ganz deutlich erkennbar waren, meist aber sehr bald durch Verflüssigung der mächtigen gallertartigen Mittelschichte undeutlich wurden. [2]

Leider gelang es mir nicht, das weitere Schicksal der derart veränderten und zweifellos im Keimungsstadium befindlichen Sporen zu erforschen. In Hunderten vielfach abgeänderten Cul-

---

[1] Vergl. p. 8.

[2] Es will mir scheinen, als ob in jenen Fällen, wo die Mittelschichte besonders mächtig war und schon an der unveränderten Spore eine Spaltung in zwei Schalen zeigte (p. 300), bei der Ausdehnung der Spore nur die äusere Schale zersprengt und abgestreift wurde, die innere aber erst später an der stark vergrösserten Spore aufgelöst werde.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

turen, die ich mit solchen Sporen anstellte, erfolgte keine Weiterentwicklung, höchstens dass das Protoplasma, welches zu Anfang der Versuche immer deutliche Körnchenströmung zeigte, durch Zusammenfliessen der kleinen Vacuolen zu einer oder einigen wenigen grossen, sich zu einem wandständigen Belege umlagerte. Aber nun erfolgte in jedem Falle ein Absterben. und es traten früher oder später alle Erscheinungen einer Desorganisation des Inhaltes zu Tage.

Wir sind also bezüglich des weiteren Schicksales der Dauersporen nur auf Vermuthungen angewiesen. Gegen die Annahme der endlichen Bildung eines Keimfadens sprechen, wie ich glaube, mehrere Gründe: Es spricht dagegen vorerst das oben beschriebene Verhalten der Dauerspore bei beginnender Weiterentwicklung. So weit ich die bekannt gewordenen Thatsachen übersehe, zeigen dickwandige Pilzsporen, die Keimfäden bilden, nie eine vorhergehende bedeutende Volumvergrösserung; ebenso geht ein Abwerfen des Exospors der Bildung des Keimfadens wohl nie voraus (folgt allerdings öfters nach). Es finden die oben geschilderten Veränderungen aber in allen wesentlichen Zügen dort statt, wo die Dauerspore sich zu einem Sporangium umbildet. Die Beschreibung, welche De Bary[1] von der Keimung der Dauersporen von *Protomyces macrosporus* gibt, passt bis zur Bildung des wandständigen Plasmabeleges genau auf die Sporen unseres Pilzes, und auch das Verhalten der Dauersporen mancher Chitridiaceen (z. B. *Synchytrium Taraxaci*)[2] könnte zum Vergleiche herbeigezogen werden. Andererseits scheinen auch die Lebensbedingungen des Pilzes als eines echten Schmarotzers nicht sehr für die Bildung eines, wenn auch rudimentären ausserhalb des Wirthes vegetirenden Mycels zu sprechen. Wie wir nämlich gesehen haben, gelangen die Dauersporen durch Verwitterung der Wirthzelle auf und gewiss häufig genug auch in das Substrat. Da nun der Pilz nie in Rhizoiden und nur in grünen Prothalliumzellen gefunden wurde, und zwar nur in jüngeren, diese aber bei meristischen wie ameristischen Prothallien nie

[1] Beiträge zur Morphologie der Pilze. I Bd., 1. Reihe.

[2] De Bary u. Woronin: Beitrag zur Kenntniss der Chytridien. l. c. pag. 23.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dem Substrate dicht anliegen, so müsste der Keimfaden, um zu ihnen zu gelangen, jedenfalls eine mehr weniger weite Strecke durchwachsen, d. h. sich zu einem wenn auch nur auf eine Hyphe reducirten Mycel umbilden, was, wie mir scheint, noch bei keinem echt parasitischen Pilze je beobachtet wurde.[1] Ebenso unwahrscheinlich ist es, dass ein kurz bleibender Keimfaden etwa eine Conidie bilden und abschleudern sollte, wenn auch eine diesbezügliche Möglichkeit nicht bestritten werden soll. Das Wahrscheinlichste bleibt immer, dass Schwärmsporen gebildet werden, durch welche die Infection in leichtester und zweckentsprechendster Weise stattfinden kann. Aber abgesehen davon, dass diese Art der Keimung ebenso aus biologischen Gründen wie durch die oben beschriebenen Veränderungen der Dauersporen, welche offenbar die Weiterentwicklung derselben einleiten, wahrscheinlich gemacht wird, möchte ich noch ein Paar Beobachtungen zur Unterstützung dieser Annahme anführen.

Ich habe oben erwähnt, dass es mir nie gelang, Sporen, an denen der Beginn der Keimung constatirt wurde, in ihrer Weiterentwicklung zu beobachten, mochte ich auch die Culturmethoden in der verschiedensten Weise abändern. Ich lasse es dahingestellt, ob der Grund der Sistirung des Keimungsprocesses und des endlichen Absterbens nur in der ungemeinen Empfindlichkeit gegen die bei der Übertragung vom Substrate und der Präparation unvermeidlichen Störungen gelegen ist, oder darin, dass die noch in den Prothalliumzellen eingeschlossenen Sporen[2] eben wegen dieses Umstandes ihre Keimung nicht vollenden können; immerhin könnten wir die Sistirung desselben erklärlich finden; völlig unverständlich aber müsste es uns sein, dass auch an denen, die am Substrate ungestört belassen werden, die Keimung nicht weiter fortschreiten sollte. Findet aber wenigstens an einigen eine solche Weiterentwicklung statt, so wird uns wieder das Nichtauffinden

[1] De Bary (Beiträge.... II. Reihe, p. 40) vermuthet für die *Peronospora*-Arten aus der Gruppe *Effusae* allerdings die Bildung eines grösseren Keimmycels.

[2] Nur solche gestatten eine genauere Beobachtung; da freigewordene eingehüllt in jene auflagernden und durch anhaftende Detrituspartikelchen undurchsichtig gewordenen Krusten ohne Kalibehandlung gar nicht erkannt werden können.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der Keimungsproducte nur durch die Annahme erklärlich, dass eben Schwärmsporen gebildet werden, die theils der Beobachtung überhaupt entgehen oder als solche nicht erkannt werden können. Auch das öftere Auffinden leerer, am Rande zerrissener Prothalliumzellen haftender Blasen, die nach ihrer Grösse und Lage für gehäutete Dauersporen gehalten werden konnten, mag dafür angeführt werden, und ich will es wenigstens nicht unerwähnt lassen, dass ich zweimal solche Blasen mit kleinen Schwärmzellen erfüllt fand, die nach Zerreissung jener ausschwärmten.

Sollte also meine Vermuthung richtig sein, so würde die Weiterentwicklung der Dauersporen nach vorausgegangener, mehrmonatlicher Ruhe folgendermassen stattfinden: Sie gelangen nach Verwesung der Wirthzellen, eingehüllt in eine aus deren Inhaltsresten gebildete Kruste auf und in das Substrat, nehmen hier unter Veränderung ihres Inhaltes bedeutend an Volum zu, häuten sich dabei unter Sprengung der Kruste und Abstreifung des Exo- und Mesospors und bilden nun ihren Inhalt zu Schwärmzellen um, welche nach Berstung des Endospors frei werden und junge Prothalliumzellen inficiren.

Es ist eine derartige Entwicklung um so wahrscheinlicher, als sie auch bei Chitridiaceen und Peronosporeen vorkommt, welche unserem Pilze verwandtschaftlich am nächsten stehen dürften.

Keimung der Conidien und Eindringen des Keimfadens. Conidien, welche ganz von Wasser umgeben sind, keimen nicht nur in den seltensten Fällen, sondern gehen unter allmäligem Verschwinden ihres Inhaltes bald zu Grunde. Nur einige Male beobachtete ich, dass sie an einer ihrem Nabel abseits liegenden Stelle einen Keimschlauch trieben, der aber bald das Längenwachsthum einstellte, worauf ebenfalls eine Desorganisation des Inhaltes eintrat. Fast regelmässig aber erfolgt die Keimung an der Oberfläche eines feuchten Objectträgers im feuchten Raume; [1] öfters wie im früheren Falle durch Bildung eines kurzen, ebenfalls bald absterbenden Keimschlauches, viel

[1] Bei der oben, pag. 295 beschriebenen Culturmethode bleiben zahlreiche abgeschleuderte Conidien an der Innenfläche des die feuchte Kammer abschliessenden Glimmerplättchens kleben und können so leicht beobachtet werden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

häufiger in der Weise, dass die auskeimende Conidie sogleich eine kugelige Aussackung bildet, in welche später der ganze Inhalt übertritt. Als Ausnahmsfall erscheint die Secundärconidie nicht unmittelbar der Conidie aufsitzend, sondern mit dieser durch ein kürzeres oder längeres Schlauchstück verbunden. Auch in diesen Fällen geht das Keimgebilde sehr bald zu Grunde (Fig. 11).

Eine Weiterentwicklung erfolgt nur, wenn die Conidie bald nach ihrer Abschleuderung auf die Oberfläche einer Prothalliumzelle zu liegen kommt und dort haften bleibt. Auch hier bildet die Conidie eine kugelige Aussackung — eine Art Secundärconidie [1] — die sich an der die Wand der Prothalliumzelle berührenden Stelle derselben fest anheftet und sie häufig etwas einstülpt (Fig. 4). Nun wird der Keimfaden sichtbar, der als ungemein dünnes, hyalines Zäpfchen in die Membran der angegriffenen Zelle eindringt, indem deren äussere Schichten durchbrochen, die inneren aber noch stärker eingestülpt und scheidenartig vorgeschoben werden. Sie erscheinen dabei stark gequollen und fast gallertartig; offenbar in Folge der Einwirkung des Keimfadens, dessen lösender Wirkung wohl auch die Durchbrechung der äusseren Schichten zugeschrieben werden muss (Fig. 4, 6).

Bei der grossen Seltenheit, geeignete Präparate, welche scharfe Seitenansichten geben, zu erhalten, und bei der Kleinheit der in Betracht kommenden Theile ist schon die Beobachtung der bis nun geschilderten Vorgänge ungemein zeitraubend und mit grossen Schwierigkeiten verbunden. Noch schwieriger ist die Entscheidung der Frage, ob der Keimfaden die unmittelbare Fortsetzung der Wand der Conidie ist, oder ob nur deren innerste Schichte zu seiner Bildung verwendet wird. Nach ein Paar Präparaten halte ich das letztere für wahrscheinlich; ja einmal wollte es mir sogar scheinen, als sei der Keimfaden eine directe Fortsetzung aus dem Inhalte der Conidie, deren Membran bei seiner Bildung gar nicht betheiligt sei.

---

[1] Eine blasige Anschwellung der Spitze des Keimfadens vor dessen Eindringen in die Nährpflanze wird bekanntlich auch bei anderen Pilzen vielfach beobachtet. Es erinnert dieser Vorgang einigermassen auch an die Bildung der Secundärconidien bei den Entomophthoreen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Während des Vordringens des Keimfadens und der dadurch bedingten Entstehung der Scheide tritt auch eine Bräunung der Membran der Prothalliumzelle an der Infectionsstelle ein. Diese Bräunung erfolgt jedenfalls sehr rasch, und häufig genug beobachtet man sie früher, als überhaupt ein Keimfaden sichtbar ist, was darauf hinweist, dass nicht erst der Keimfaden, sondern schon die Membran der Keimblase, oder besser, die sie durchtränkende Flüssigkeit in Folge des Contactes mit der Nährzelle auf diese einwirkt. Und dass diese Einwirkung nicht bloss auf die Membran, sondern durch diese hindurch auf den Plasmakörper sich erstreckt, dafür spricht ja auch die schon oben erwähnte Thatsache, dass in der Regel schon vor dem Eindringen des Keimfadens die Chlorophyllkörner die angegriffene Stelle der Wand verlassen. [1]

Die Scheide wird endlich von der Spitze des Keimfadens durchbrochen. Es geschieht dies öfters schon im Beginne ihrer Bildung, und sie erscheint dann nur als eine höckerförmige Verdickung der Membran; in den meisten Fällen aber wird sie zu einem langen, oft bis in die Mitte der Zelle reichenden Fortsatze, der sich entweder prismenförmig verjüngt, oder an der Spitze sich wieder kopfig verdickt, was dann geschieht, wenn der Keimfaden vor dem Durchbruche an seiner Spitze anschwillt. Im letzteren Falle nimmt er offenbar einen grossen Theil des Inhaltes der Conidie in sich auf, und es ist wahrscheinlich, dass er in diesem Zustande in einen Ruhezustand eintreten kann. Denn nur so kann ich mir erklären, dass man häufig derartige, nach innen keulig oder selbst kopfförmig verdickte, und nach ihrer tiefbraunen Färbung und dicken Wand zu schliessen, alte Scheiden zur Ansicht bekommt, die theils geschlossen sind, theils den ausgetretenen Pilz in Bezug auf die Beschaffenheit seiner Membran und seines Inhaltes in einem ganz jugendlichen Zustande zeigen (Fig. 19).

Es ist selbstverständlich, dass zugleich mit der sich zur Scheide umbildenden Membran der Wirthzelle auch deren

[1] Ganz etwas Ähnliches gibt Pfitzer (Monatsberichte der Berl. Akad. Mai 1872, pag. 388) für *Ancylistes Closterii* an, einer Pflanze, die, wie mir scheint und noch später hervorgehoben werden soll, auch in vielen anderen Beziehungen mit *Completoria* grosse Ähnlichkeit hat.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Plasmasack eingestülpt wird. In der That zeigt jede genaue Beobachtung die der Scheide seitlich und vorne aufgelagerte Plasmahülle, die namentlich in den gar nicht so selten zu beobachtenden Fällen, wo ihr auch noch Chlorophyllkörner eingelagert sind, auf das Auffälligste hervortritt. Aber auch nach dem Durchbruche der Scheide wird der Plasmaschlauch von dem sich Anfangs stielförmig verlängernden, dann an der Spitze kopfig anschwellenden Keimfaden nicht durchbrochen, sondern umgibt denselben, allerdings oft zu einer ungemein dünnen Schichte ausgezogen, fortwährend, und wird überhaupt erst durchbrochen, wenn Pilzäste aus der Nährzelle austreten.

Ich werde später bei Besprechung der Ernährung des Schmarotzers nochmals auf diese Verhältnisse zurückkommen, und muss hier wieder auf die Conidie und ihr Verhalten bei und nach der Keimung zurückkommen: Wenn die aus der Conidie hervorgewachsene blasenförmige Aussackung (Keimblase) gebildet ist, wandert der gesammte körnige Inhalt in diese ein, und eine an der Einschnürungsstelle auftretende Querwand trennt nun die mit wässerigem Inhalte gefüllte Conidie von der Keimblase. Während diese nun auf die oben beschriebene Weise den Keimfaden bildet, wird die Umgrenzung der Conidie in Folge der Schrumpfung und endlichen Auflösung der Membran immer undeutlicher und ist häufig nicht mehr erkennbar, wenn die Keimblasen noch mit Inhalt erfüllt sind. Das gleiche Schicksal erleidet die Keimblase nach ihrer Entleerung, doch ist ihre Membran etwas widerstandsfähiger, und bleibt somit, eine stark geschrumpfte Blase darstellend, etwas länger erhalten (Fig. 3, 5, 6).

Die oben geschilderten Vorgänge, in Betreff des Eindringens des Keimfadens, der Bildung und endlichen Durchbohrung der Scheiden und der Umhüllung des austretenden Pilzschlauches von Seite des gedehnten Plasmaschlauches der Nährzelle, finden ganz in gleicher Weise auch bei der Einwanderung von Schlauchästen in die Nachbarzellen statt, und ich begnüge mich daher, diesbezüglich auf das früher Gesagte hinzuweisen.

Die Einstülpung der Membran der Nährzelle beim Eindringen des Pilzfadens und die dadurch bedingte Scheidenbildung ist vielfach auch bei anderen Pilzen beobachtet worden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

In Bezug auf Keimfäden sei auf *Peronospora Radii* M.[1] hingewiesen, wo die Scheide ebenfalls braun wird und dadurch um so auffälliger hervortritt. In gleicher Weise sind die Haustorien vieler Peronosporen[2] umscheidet, ebenso die der Erysipheen,[3] und es gehören hieher, wie wohl kaum zweifelhaft, auch die nach Fischer und Waldheim[4] bei einigen Ustilagineen vorkommenden, den Pilzfaden in seinem ganzen Verlaufe in der Nährzelle umschliessenden Celluloseröhren, wenn auch deren Bildung durch Einstülpung bei dem Umstande, als sie sich an beiden gegenüberliegenden Zellwänden als eine unmittelbare Fortsetzung der Schichten dieser darstellten, schwer verständlich ist.

Auch an der Oberfläche von Farnprothallien fand ich häufig die septirten Hyphen eines Pilzes, der, wie die Erysipheen, umscheidete Haustorien bildete. Ebenso häufig beobachtete ich in den Zellen vieler Prothallien ein reichverzweigtes Mycel, dessen Hyphen von jeder Perforationsstelle an auf weite Strecken umscheidet waren, so dass man nach der Orientirung der Scheiden genau die Richtung bestimmen konnte, in welcher die Verbreitung des Pilzes stattgefunden hatte.

Ernährung des Schmarotzers; seine Lagerung in der Nährzelle. Ich habe schon oben erwähnt, dass, wie eigentlich selbstverständlich, mit der das Eintreten des Pilzfadens begleitenden scheidenförmigen Einstülpung der Membran auch der Plasmaschlauch mit eingestülpt wird, dass aber auch nach der Durchbrechung der Scheide der weiterwachsende und endlich kopfig anschwellende Faden den Plasmaschlauch nicht durchbohrt, sondern ihn dehnend nur noch weiter einstülpt und somit immer von Plasma umgeben bleibt. Es lässt sich diese Plasmahülle in vielen Fällen ganz deutlich erkennen, und tritt namentlich an Objecten, wo der Faden (Stiel) plötzlich in die kugelige Anschwellung übergeht, und gerade an dieser Stelle, sehr gut hervor (Fig. 1, 7). Von dem Vorhandensein der Plasmahülle

---

[1] De Bary: Champign. paras. in Ann. d. sc. nat. IV. Serie, Tom. XX Pl. 9, Fig. 4.

[2] De Bary: Champign. paras.

[3] De Bary: Beiträge zur Morph. u. Phys. d. Pilze, pag. 26.

[4] In Pringsheim's Jahrb. Bd. VII, pag. 79.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

überzeugt man sich natürlich dann um so leichter, wenn, was gar nicht so selten ist, Chlorophyllkörner in derselben vorkommen. Aber auch dann, wenn eine Plasmahülle an keiner Stelle der Oberfläche des Pilzschlauches bemerkbar ist, kann man dieselbe durch Einwirkung wasserentziehender Reagentien sichtbar machen, indem in dem Masse, als der Plasmaschlauch sich von der Wand der Nährzelle zurückzieht, er sich auch von der Oberfläche des kopfförmigen Fadenendes blasenförmig abhebt, aber freilich in jedem Falle an der Insertionsstelle der Scheide an dieser hängen bleibt.

Wo die Plasmahülle mächtiger und somit deutlich sichtbar ist, ist sie durch fadenförmige, mitten durch das Zelllumen verlaufende Stränge mit dem wandständigen Protoplasma verbunden. Ich konnte nun in einigen Fällen direct beobachten, wie einzelne Chlorophyllkörner vom wandständigen Protoplasma in diese Stränge übertraten und in ihnen der Oberfläche des Schmarotzers zuwanderten. In gleicher Weise wandern einzelne wandständige Chlorophyllkörner auch der Insertionsstelle der Scheide zu und kommen endlich, längs dieser fortgleitend, ebenfalls auf die Oberfläche des kugeligen Fadenendes. Während dieses Vorganges — der Überwanderung der Chlorophyllkörner von ihrer Wandstellung auf die Oberfläche des Pilzes — beginnt die Bildung der lappigen Aussackungen, die sich immer mehr häufen und endlich den ganzen Zellraum erfüllen (Fig. 2).

Auch bei der Bildung der Aussaekungen wird häufig die sie einhüllende Plasmaschichte sichtbar (wenn sie auch früher nicht wahrgenommen wurde), indem die Spitzen der Lappen dieselbe aus den zwischen ihnen sich bildenden Buchten emporheben.

Die Überwanderung der Chlorophyllkörner und des plasmatischen Zellinhaltes auf die Oberfläche des Schmarotzers kann in verschiedenen Stadien der Entwicklung desselben beginnen und vollendet sein. Man findet Objecte, wo schon vor dem Beginne der Lappenbildung sämmtliche Chlorophyllkörner ihre Wandstellung verlassen und sich auf der Oberfläche des Pilzes angehäuft haben, während in anderen Fällen auch nach erfolgter reichlicher Lappenbildung noch wandständiges Chlorophyll vorhanden ist. Auch findet man häufig Stadien, wo der vielfach gelappte Pilzschlauch noch die Mitte des Lumens der stark

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

vergrösserten Zelle einnimmt, wo aber das Chlorophyll bis auf einzelne, dem Schlauche aufgelagerte Körner schon ganz aus der Zelle verschwunden ist. Es scheint so die Nährzelle bis auf jene dem Pilze aufgelagerten Reste allen plasmatischen Inhalt schon verloren zu haben. Die Anwendung wasserentziehender Reagentien zeigt aber, dass der Zellwand noch immer der Plasmaschlauch anliegt; wie überhaupt die Beobachtung auch späterer Entwicklungsstadien zeigt, dass diese wandständige Plasmaschichte bis zum Absterben der Zelle erhalten bleibt (Vergl. pag. 308).

Die eben geschilderte Lagerung und Ausbreitung des Schmarotzers in der Nährzelle — die Thatsache also, dass er den Plasmaschlauch nicht durchbohrt, sondern in einer (durch Einstülpung gebildeten) Falte desselben vegetirt und somit mit jenem Theile des Zellenleibes, der ihm die Nährstoffe zu liefern bestimmt ist, in unmittelbarem Contacte bleibt — macht uns nicht allein die Ernährung des Pilzes leichter verständlich, sondern erklärt uns auch manche Vorgänge in der Wirthzelle, über die wir uns sonst keine Rechtfertigung zu geben vermöchten. Wenn man in gleicher Weise, wie es für so viele andere Pilze vielfach beschrieben wurde, annehmen wollte, der Schmarotzer siedle sich nach Durchbohrung des Plasmaschlauches im Lumen der Zelle, also in dem Zellsafte an, und trete somit ausser Contact mit dem ihn nährenden Zellenleibe, so müsste man ihm die Fähigkeit zuschreiben, auf Distanz hin auf die geformten Bestandtheile des Zellenleibes (Zellkern, Chlorophyll- und Stärkekörner), die ja nach und nach verschwinden, lösend einzuwirken. Wir müssten also zu der Annahme greifen, der Pilz scheide einen lösenden Stoff aus, der in den Zellsaft diffundire und endlich den Plasmaleib durchdränge. Es wäre dann aber ganz unverständlich, warum nicht alle Chlorophyllkörner sammt ihren Stärkeeinschlüssen zu gleicher Zeit angegriffen würden, warum sie ganz allmälig — nach und nach — verändert und gelöst werden, warum ferner die Zelle so lange Zeit ihr gesundes Aussehen beibehält. Andererseits schiene es denn doch eine höchst unzweckmässige Einrichtung, den nährenden Plasmaleib, den der Pilz, und gewiss mit nicht unbedeutendem Kraftaufwande (bei Durchbohrung der Membran und der Scheidenbildung) endlich erreicht hat, wieder

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zu verlassen und in ein Medium einzuwandern, dem die nährenden Stoffe erst — und zwar wieder durch Kraftaufwand von Seite des Schmarotzers — von dem Orte zugeführt werden müssen, von dem die Auswanderung stattgefunden hat. Dagegen erscheint die Einwanderung in eine Falte des Plasmasackes für die Ernährung des Schmarotzers überaus günstig. Er setzt sich dadurch mit seiner ganzen Oberfläche in innigen Contact mit seiner Nährzelle, die er nur nach Massgabe seines Bedarfes in Anspruch nimmt. Dadurch, dass der Plasmasack nicht verletzt wird, wird die Nährzelle durch die Einwanderung des Schmarotzers in ihren Lebensfunctionen nicht wesentlich gestört, was schon daraus hervorgeht, dass die sonst so überaus empfindlichen Circulationsströmungen in den durch das Zellenlumen ausgespannten Protoplasmafäden ungestört fortdauern. Es ist somit gar nicht zweifelhaft, dass die Wirthzelle auch nach der Einwanderung des Schmarotzers noch zu assimiliren vermag, diesem also, während er von dem dort vorhandenen Vorrathe von Reservestoffen zehrt, auch noch fortwährend Nahrung bereitet.

Vielleicht liesse sich unter Festhaltung dieser Gesichtspunkte auch die das Einwandern des Schmarotzers begleitende Einstülpung der Membran und die Scheidenbildung als eine nützliche Einrichtung verstehen, da dadurch einerseits die Faltenbildung des Plasmasackes angebahnt und erleichtert, die Durchbohrung derselben erschwert, andererseits aber auch eine Stütze zum Zwecke der Fixirung der Lage des Schmarotzers geschaffen wird.

Auch die Vorgänge, die sich im Inhalte der Wirthzelle nach der Einwanderung des Schmarotzers abspielen, lassen sich nur unter der Voraussetzung erklären, der Oberfläche des Pilzschlauches läge eine Plasmaschichte auf, die mit dem wandständigen Protoplasma unmittelbar zusammenhänge. So können wir es verstehen, wie die Chlorophyllkörner aus ihrer Wandstellung allmälig auf die Oberfläche des Pilzes gelangen, ohne dass der wandständige Plasmaschlauch wesentlich alterirt erscheint und können uns auch die das Zelllumen durchziehenden, von der Oberfläche des Pilzes zur Zellwand verlaufenden Plasmastränge erklären.

Ich möchte fast glauben, dass diese Art der Einlagerung des Schmarotzers oder einzelner Äste desselben auch bei anderen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Pilzen vorkomme, für welche von den Schriftstellern stets eine Durchbohrung des Plasmaschlauches angegeben wird, während aber immer ausdrücklich betont wird, dass an der befallenen Zelle noch durch lange Zeit hindurch keine Krankheitserscheinungen bemerkt werden können. Ich möchte namentlich die Haustorien der Peronosporeen und Erysipheen diesbezüglich zur Untersuchung empfehlen, bei welchen ja auch eine ganz ähnliche Scheidenbildung beobachtet wird; gibt doch De Bary [1] für letztere an, dass „die blasigen Anschwellungen öfters von einer der Wirthzelle angehörigen Protoplasmaschicht umgeben seien".

De Bary und Woronin [2] geben für *Synchytrium Taraxaci* an, dass die durch Eindringen der Zoosporen in der Wirthzelle gebildeten „Primordialkugeln bald von einer continuirlichen Protoplasmaschichte umgeben werden, von der aus zahlreiche, netzförmig verbundene, ihre Gestalt und Breite fort und fort wechselnde Streifen oder Strömchen zur Zellhaut verlaufen". Wir haben hier offenbar dieselbe Lagerung des Schmarotzers wie bei unserem Pilze, und ich halte es wohl für möglich, dass die eindringende Zoospore auch vom Anfange an von einer dünnen Protoplasmaschichte umgeben ist.

Bildung der Conidien; Abwerfen derselben. Ich habe schon oben, pag. 293 erwähnt, dass der in eine Flächenzelle des Prothalliums von aussen eingewanderte Pilz erst dann zur Bildung der Conidien schreitet, wenn er in einige oder alle unmittelbar anliegenden Zellen als Saugorgane wirkende Nebenäste getrieben und dadurch dieselben in seinen Ernährungsbereich gezogen hat. In diesem Falle erfolgt auch die reichlichste Conidienbildung. Ist er in Randzellen angesiedelt, so erfolgt wohl nur wegen minder günstigen Ernährungsbedingungen die Conidienbildung viel spärlicher; sie unterbleibt aber in der Regel ganz, wenn der Pilz die Zelle eines Zellfadens bewohnt, in welchem Falle auch die Aussendung von Nebenästen in die Nachbarzellen nur selten stattfindet und der Pilz sich zur Bildung von Dauersporen anschickt.

Die Conidienbildung wird dadurch eingeleitet, dass die den freien Aussenwänden der Wirthzelle anliegenden Schlauchenden

---

[1] Beiträge. . . . III, pag. 28.

[2] Berichte der naturforsch. Ges. in Freiburg, Bd. III, Heft II.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

den Plasmaschlauch und die Membran in fast gleicher Weite durchbohrend, Schläuche nach aussen senden, die, nachdem sie sich etwas verlängert haben, an ihrer Spitze kugelig anschwellen. In der Regel brechen diese Schläuche nur an einer (dem Substrate abgewendeten) Seite hervor. Bei aufgerichteten Prothallien aber, wo beide Aussenwände frei liegen, erfolgt der Durchbruch häufig auch an beiden Seiten.

In die aufgetriebenen Enden der Schläuche wandert nun körniger Inhalt in dem Masse ein, als er aus dem freiliegenden Schlauchtheile ganz verschwindet, der nun mit heller körnerfreien Flüssigkeit gefüllt erscheint. Dieser hyaline Schlauchinhalt reicht zapfenförmig noch etwas in den Körper der Conidie hinein und ist von deren körnigem Inhalte so scharf abgegrenzt, dass man eine stark convex gekrümmte Wand zu sehen meint. Diese ist aber vorerst noch nicht vorhanden, was sich daraus ergibt, dass häufig kleine Körnermassen, die noch im Schlauche vorhanden sind, auch nach dem Sichtbarwerden jener scharfen Grenzlinie noch in die Conidie einströmen. Endlich (etwa $^1/_2$—$^3/_4$ Stunden nach dem Sichtbarwerden der kopfförmigen Anschwellung) tritt, und zwar genau an der Stelle jener scharfen Grenzcontour, eine Wand auf, die somit, sowie etwa die Columella von Mucor, schon von ihrer Bildung an stark convex gekrümmt, kuppenförmig in die Conidie hineinragt (Fig. 9, 15 *a*).

Es lassen sich diese Vorgänge natürlich an frei in die Luft ragenden Conidienträgern nicht beobachten, sondern müssen an in Wasser unter dem Deckgläschen liegenden Objecten studirt werden. Allerdings bilden Schläuche, an denen die Conidienbildung noch nicht begonnen hat, in solchen Verhältnissen nie Conidien aus; ist aber die Conidienbildung schon ziemlich weit vorgeschritten (das Fadenende schon deutlich kopfig), so geht der Process auch im Wasser ungehindert vor sich, nur wird die Conidie nicht abgeworfen. Doch beobachtet man vom Auftreten der Querwand an bis zur Erreichung eines stationären Zustandes noch einige Erscheinungen, die ich desshalb beschreiben will, weil sie uns über den Mechanismus, der beim Abwerfen der Conidie wirksam wird, Aufklärung geben.

Bis zum Auftreten der Querwand ist die Conidie gleichmässig mit feinkörnigem Inhalte erfüllt. Ist jene aber gebildet, so wird

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

die der Querwand nähere Partie successive heller, und es sammelt sich endlich körnerfreie Substanz in einer unmittelbar der Querwand anliegenden, durchaus hyalinen Zone an. Es hat sich also — ähnlich wie im Sporangium von *Pilobolus*[1] — aus dem Protoplasma der Conidie eine hyaline Substanz abgesondert, und es ist naheliegend, auch hier ihre Bedeutung in der Betheiligung am mechanischen Acte des Abwerfens der Conidie zu suchen.

Die nächste Veränderung, die man nun nach dem Auftreten der „Quellschicht" beobachtet, besteht darin, dass die stark convexe, in den Conidienkörper hineinragende Querwand in der Richtung nach dem Träger ausgestülpt wird. Es tritt dies nicht plötzlich, sondern ganz allmälig ein und vollzieht sich, wie ich öfters beobachtete, in der Weise, dass zuerst nur der mittlere Theil papillenartig zurückgestülpt wird, wodurch eine Ringfalte gebildet wird, die aber sehr bald dadurch, dass auch die Randpartien der Querwand ausgestülpt werden, wieder verschwindet, so dass nun die Conidie mit kegelförmigem Ende in den Träger hineinragt (Fig. 15).

Mit der Erreichung dieses Zustandes schliessen die in Wasser liegenden Präparate ab und nie beobachtete ich eine Loslösung der Conidie von ihrem Träger; nach kürzerer oder längerer Zeit geht die Conidie unter allmäliger Desorganisation ihres Inhaltes zu Grunde.

Ragen dagegen die Träger in feuchte Luft[2] und hält man die sich bildende Conidie scharf im Auge, so tritt ein Moment ein, wo sie unter einem plötzlichen Ruck von der Spitze des Trägers verschwunden ist. Sie wurde abgeworfen und man findet sie in der Innenseite des die feuchte Kammer abschliessenden Glimmerplättchens ankleben. Sie ist in ihrer Form durchaus mit denen, die ihre Bildung unter Wasser vollendet haben, übereinstimmend, und zeigt das kegelförmig hervortretende, mit hyalinem Inhalte erfüllte Ende. Aber auch das Ende des Tragfadens erscheint geschlossen, und die Querwand — ganz so, wie am Träger der Sporangien von *Pilobolus* — nach Abquellung der letzteren, convex nach aussen vorgestülpt, an ihrem Grunde mit dem von

---

[1] Brefeld, Schimmelpilze. Heft IV, pag. 64.

[2] Man vergl. die pag. 295 beschriebene Culturmethode.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der zersprengten Aussenmembran herrührenden Kragenbesatze umsäumt (Fig. 14).

Wenn wir alle diese Erscheinungen zusammenhalten, können wir, so glaube ich, über die Mechanik beim Acte des Abwerfens der Conidie eine ziemlich klare Vorstellung gewinnen. Mit der Umbildung des Trägerendes zur Conidie geht eine stoffliche Sonderung des Protoplasmas Hand in Hand, die dahin führt, dass schliesslich der Träger ausschliesslich wässerigen hyalinen Inhalt führt, während sämmtliches Körnerplasma in der kopfförmigen Anschwellung sich anhäuft. Bis zu diesem Stadium und weiter ist der Druck des den Träger füllenden Inhaltes stärker, und findet seinen Ausdruck in der convex in die Conidie vorspringenden Querwand. Nun erfolgt eine Ausscheidung von hyaliner (Quell-) Masse aus dem Protoplasma der Conidie, wodurch dem vom Träger kommenden Drucke entgegengewirkt wird. An in Wasser liegenden Objecten wird letzterer überwunden, und die Columella in entgegengesetzter Richtung ausgestülpt. Es ist dies wahrscheinlich eine Folge der Druckabnahme im Träger,[1] worin dies aber seinen Grund hat und warum an solchen Objecten die dem Träger und der Conidie gemeinsamen äusseren Membranschichten nicht zersprengt werden, wie es an den in feuchter Luft gehaltenen Objecten geschieht, vermag ich nicht anzugeben. In letzterem Falle kommt es auch wahrscheinlich nicht zur Rückstülpung der Columella, und es wird wohl überhaupt der Nabel der Conidie erst in dem Momente hervorgeschnellt werden, wenn in Folge der Spannung die Zerreissung der äusseren (gemeinsamen) Membranschichten erfolgt, und es wird in Folge des dadurch erzeugten Rückstosses die Conidie abgeschnellt werden.

Die Kraft, mit welcher dies geschieht, ist eine nicht unbedeutende. Das als Deckgläschen fungirende Glimmerplättchen erfährt beim jedesmaligen Auffallen einer Conidie eine merkbare Erschütterung, auch wenn es bis 1 Mm. vom Objecte absteht. Aber auch auf eine Entfernung von 1 Ctm. werden die Conidien noch dem Deckgläschen angeworfen, und einige Male war dies

---

[1] Welche ja auch unter normalen Verhältnissen in dem raschen Collabiren nach erfolgtem Abwerfen der Conidie ihren Ausdruck findet (und vielleicht in der Bildung neuer Träger ihren Grund hat).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

selbst bis auf eine Entfernung von 1 1/2 Ctm. der Fall, während dies bei 2 Ctm. Abstand nie mehr beobachtet wurde.

Nach dem Abwerfen der Conidie schrumpft der Träger allmälig ein, verliert bald die scharfe Umgrenzung und ist endlich gar nicht mehr zu erkennen, während seine Fortsetzung von der Durchbruchsstelle der Membran der Nährzelle nach innen stets scharf contourirt bleibt. Ich habe mich vergeblich bemüht, zu erforschen, in welcher Weise der zum Träger auswachsende Schlauchast gegen die übrigen, noch mit körnigem Protoplasma gefüllten Theile des Pilzes abgeschlossen wird. Querwände habe ich überhaupt nie beobachten können, und doch muss in irgend einer Weise ein Abschluss stattfinden, da sonst nach Collabirung und Desorganisation des Trägerendes die Pilzzelle ja geöffnet wäre. Sollten Querwände in der That nicht vorhanden sein, so ist kaum eine andere Annahme möglich, als dass der Abschluss durch den den Träger erfüllenden hyalinen Schleim geschehe, der erhärtend das Lumen des innerhalb der Wirthzelle gelegenen Theiles pfropfartig erfülle und abschliesse.

Abnorme Ausbildung der Conidienträger. Ich habe schon oben, pag. 295 erwähnt, dass an in Wasser liegenden Objecten keine Conidien gebildet werden. Wohl wachsen in vielen Fällen, namentlich wenn der der Conidienbildung unmittelbar vorangehende Entwicklungszustand erreicht ist, zahlreiche Schläuche, in gleicher Weise wie die Conidienträger die Membran der Nährzelle durchbohrend aus dieser hervor, aber sie wachsen zu langen Hyphen aus, in welche das Protoplasma nach und nach übergeht. Hat die Hyphe eine Länge erreicht, welche ungefähr der doppelten Länge normaler Conidienträger gleich ist, so wandert das gesammte Körnerplasma in die vordere Hälfte, die nun von der hinteren, mit hyaliner Flüssigkeit gefüllten ganz in gleicher Weise, wie bei der Conidienbildung durch eine Querwand abgeschlossen wird. Indem sich nun die vordere Zelle wieder verlängert, wiederholt sich derselbe Vorgang des Vorrückens des Protoplasmas und der Querwandbildung ganz in gleicher Weise und kann noch zu wiederholten Malen eintreten, bis endlich der Faden abstirbt. Dieses Absterben des Fadens tritt auch dann ein, wenn seine Spitze — wie es ja an Culturen unter dem Deckgläschen häufig genug vorkommt — die Oberfläche

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

junger Prothalliumzellen berührt. Es verhält sich diesbezüglich das Fadenende ganz so wie die im Wasser untergetauchte Conidie, die, wie wir oben gesehen haben, die Membran der Wirthzelle ebenfalls nicht zu durchbohren vermag.

Von diesem Auswachsen der Tragfäden bis zur Erschöpfung des plasmatischen Inhaltes ist mir bei den vielen und verschieden abgeänderten Culturversuchen nur eine Ausnahme vorgekommen. An einem auf der Oberfläche einer Nährstofflösung cultivirten Prothallium zeigten zwei aus je drei Gliederzellen bestehende Tragfäden ihre Endzellen ganz in derselben Weise ausgebildet, wie ich dies oben, pag. 294 für die aus der Conidie gebildete Keimblase angegeben habe. Ebenso hatte sich die so zur Keimblase umgebildete Endzelle an eine Prothalliumzelle angelegt, in dieselbe den Keimfaden getrieben, und es war auch schon ein Theil ihres Inhaltes in die kopfförmige Anschwellung des letzteren übergetreten. Es hatte sich also die vorletzte Gliederzelle des Tragfadens ganz so wie unter normalen Bedingungen die Conidie verhalten und eine Keimblase ausgebildet. Ich erkläre mir dieses ausnahmsweise, aber an die normale Conidienkeimung erinnernde Verhalten in der Weise, dass ich annehme, die Fadenenden wären bei ihrem Weiterwachsen auf eine nicht vom Wasser überdeckte Prothalliumzelle gestossen, und es hätte sich nun, da die Bedingungen, wie sie der normalen Keimung günstig sind, hergestellt waren, auch der typische Keimungsvorgang wieder eingestellt.

Es ist dieser Fall aber auch in anderer Beziehung von Interesse. Pfitzer[1] berichtet von seinem *Ancylistes Closterii*, dass die im Innern von Closteriumpflänzchen vegetirenden, hautumhüllten Zellen des Pilzes mit Schläuchen keimen, welche, die Membran der Wirthzelle durchbrechend, zu Fäden auswachsen, die in der Art ihres Wachsthumes und der Weise des Eindringens ihrer Endzellen sich genau so verhalten, wie ich es in diesem abnormen Falle beobachtet und eben beschrieben habe. Es erscheint also beim *Ancylistes* entsprechend seinem Vorkommen auf Wasserpflanzen die hier unzweckmässige Conidienbildung ersetzt oder gewissermassen übersprungen durch die der „Infec-

---

[1] L. c. pag. 383.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

tionsschläuche", welche den Pilz ebenso sicher auf andere Wirthindividuen übertragen, wie es bei *Completoria* durch die in die Luft geschleuderten Conidien bewirkt wird. Wie nahe sich nun diese beiden Aussaatmethoden — wie man diese Vorgänge nennen könnte — stehen, zeigt eben das oben erwähnte Verhalten der Conidienträger im Falle des Wechsels des sie umgebenden Mediums.

Die Bildung von „Infectionsschläuchen" ist aber nicht die typische Vermehrungsart der übrigen Wasserpilze, sondern wir finden bei ihnen Schwärmsporenbildung, als eine weitaus zweckmässigere Art der Aussaat. Aber auch hier sehen wir häufig genug — und wie ich meine, immer in Folge irgend welcher störender Einflüsse — dieselbe ersetzt durch Bildung von Schläuchen, welche in der Regel allerdings nicht als „Infectionsschläuche" fungiren, aber doch ausnahmsweise auch diese Function übernehmen können, wie es z. B. Walz [1] für seine *Saprolegnia* De Bary angibt. Wie statt Schwärmsporen wieder Conidien gebildet werden können, zeigt *Pythium De Baryanum*, bei welchem Pilze zwischen diesen beiden Arten von Reproductionsorganen offenbar dieselben Beziehungen bestehen, wie etwa bei manchen *Peronospora*-Arten, wo die Conidien, als Sporangien fungirend, Schwärmsporen entlassen, aber ausnahmsweise auch unmittelbar Keimschläuche bilden können. [2] Schwärmsporenbildung, Conidienabschnürung und Entwicklung von Infectionsschläuchen sind biologisch sich deckende Vorgänge, die sich gegenseitig ersetzen, sobald es die Lebensbedingungen des Organismus erheischen.

Verwandtschaftsverhältnisse. So wenig zweifelhaft es meiner Meinung nach sein kann, dass der hier behandelte Pilz der Classe der *Phycomyceten* angehört, so schwierig ist es, ihn einer der hier zunächst in Betracht kommenden Gruppen einzureihen, da er nach mehreren hier Anknüpfungspunkte zu bieten scheint. Es gilt dies besonders bezüglich der Chytridiaceen, Saprolegnieen und Peronosporeen. Mit ersteren hat er gemein den einfachen Vegetationskörper und die ungeschlechtlich

---

[1] Bot. Zeitg. 1880, pag. 539.

[2] De Bary . . . Ann. des sc. nat. Taf. XX, pag. 39.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

erzeugten Dauersporen, an deren Bildung sich das Protoplasma des ganzen Vegetationskörpers betheiligt. Dass hier keine Schwärmen sporgebildet werden, könnte weniger ins Gewicht fallen, da ja, wie schon oben erwähnt, diese beiden Vermehrungsarten oft bei Formen derselben Gattung sich finden, und hier Conidienbildung als die der Lebensweise des Pilzes besser angepasste Vermehrungsform erscheint. Bezüglich der Saprolegnieen kämen zunächst *Pythium* und Verwandte in Betracht. Der Vegetationskörper von *Pythium*, namentlich von *P. entophytum* Prgshm. ist kaum weniger reducirt als bei unserem Pilze und die typische Art der Schwärmsporenbildung ist bei *P. De Baryanum* [1] und ebenso bei *P. circumdans*, [2] aber freilich nur ausnahmsweise, durch Conidienbildung ersetzt. Es wären dann noch zu berücksichtigen: Schenk's *Myzocytium* und der diesem offenbar nahe verwandte *Ancylistes*, welch' letztere Gattung durch die Bildung der „Infectionsschläuche" so nahe an *Completoria* herantritt, aber freilich durch die in Folge eines Geschlechtsactes und einzeln im Oogonium gebildeten Dauersporen sich wieder von ihr entfernt. Auch zu den Peronosporeen zeigt *Completoria* bemerkenswerthe Beziehungen. Es ist da vor Allem die gleiche Art der Bildung der Conidien zu erwähnen, wie sie namentlich in der Section *Pleuroblastae* [3] vorkommt, wo sie in gleicher Weise wie bei *Completoria* nicht zu Sporangien werden, sondern als Sporen fungirend, directe keimen und den Keimschlauch meist an einer seitlichen Stelle hervortreten lassen. Die Beschreibung, welche De Bary bezüglich der Art des Eindringens der Keimschläuche gibt, wie sie dann in der Nährzelle blasig anschwellen, sich häufig in derselben verzweigen, ja selbst in benachbarten Epidermiszellen vordringen können, [4] passt auch auf *Completoria* vollkommen, und De Bary's Abbildung der Conidienkeimung von *Peronospora Radii* M. (auf Taf. IX, Fig. 4) zeigt sogar eine ganz ähnliche Art der Scheidenbildung durch die vorgestülpte

---

[1] Hesse, *Pythium De Baryanum*, Halle 1874.

[2] Lohde, in Bot. Zeitg. 1875, pag. 92.

[3] De Bary, Du développement des champ. paras. Ann. des sc. nat. IV. Ser., Tom XX, pag. 122.

[4] L. c. pag. 44.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Membran der Nährzelle. Freilich reicht die Ähnlichkeit der Entwicklung nicht über dieses Stadium hinaus. Bei den *Peronospora*-Arten ist die intracellulare Lebensweise nur vorübergehend; der Pilz dringt in die Intercellularräume ein, wächst hier zu einem fädigen Mycel heran, und bezieht seine Nahrung aus den Zellen des Wirthes durch Haustorien, welche in der Art ihres Eindringens und ihrer Ausbildung im Allgemeinen jenen Zustand wiederholen, wie ihn der Pilz in der durch die Conidie primär inficirten Wirthzelle zeigt.

Die intercellulare Vegetation der Peronosporeen setzt selbstverständlich ein von Intercellularräumen durchzogenes Gewebe voraus. Ihr Parasitismus kann sich somit nur auf Pflanzen und Pflanzentheile erstrecken, deren Gewebe Intercellularräume zeigen, und es ist ihnen somit schon aus diesem Grunde ein Bewohnen von Farnprothallien ohne tiefgreifende Änderungen ihrer Lebensweise und Organisation unmöglich gemacht. Nun wissen wir aus den oben citirten Beobachtungen De Bary's, dass der Pilz aus der primär inficirten Wirthzelle vor seinem Übertritte in die tiefer liegenden Intercellularräume auch in benachbarte Oberhautzellen vordringen kann. Wir dürfen uns nun nur vorstellen, dass der Pilz auf diesem Stadium der Entwicklung stehen bleibend, und sich der veränderten Lebensweise anpassend, zur Ausbildung der Reproductionsorgane gelangen könnte, so wäre damit auch das Bewohnen interstitienloser Gewebe ermöglicht. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, könnte man *Completoria* als eine durch Anpassung an geänderte Lebensbedingungen veränderte *Peronosporee* auffassen. Der Übergang aus der intercellularen Lebensweise in die intracellulare war vor Allem mit einer Reduction des Vegetationskörpers verbunden, im Wesentlichen darin bestehend, dass der Pilz gewissermassen auf dem primären Zustand, wie er ihn nach seinem Eindringen in die Wirthzelle zeigte, stehen blieb, aber durch die ererbte Eigenschaft der Aussendung von Haustorien die Nachbarzellen in sein Ernährungsbereich zog. Es wurde weiters die Art der Conidienbildung beibehalten, während bei Bildung der Dauersporen ein Geschlechtsverlust angenommen werden muss. Im Sinne dieser Auffassung wäre dann der die Dauersporen einschliessende Schlauch, respective Schlauchcomplex dem Oogonium homolog, in welches mit

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der starken Reduction des Vegetationskörpers dieser selbst sich umwandelte. Ich weiss wohl, dass bei den Peronosporeen ein Oogon typisch nur eine Ooospore einschliesst. Aber es könnte dieser Unterschied weniger ins Gewicht fallen, wenn wir bedenken, dass auch bei unserem Pilze häufig nur eine Dauerspore entsteht, dass aber andererseits auch bei Peronosporeen manchmal mehrere Oosporen innerhalb eines Oogons gebildet werden.[1] Ebenso würde die von mir als wahrscheinlich angegebene Art der Keimung der Dauersporen — ihre Umwandlung zu einem Zoosporangium — nicht als Gegengrund angeführt werden können, da ja bei *Cystopus* die Keimung der Oosporen in gleicher Weise erfolgt und wohl auch bei *Peronospora*-Arten vorkommen dürfte.

Im Sinne der eben gegebenen Auseinandersetzungen stände somit *Completoria* zu den Peronosporeen in einem ähnlichen Verwandtschafts- und Abstammungsverhältnisse, wie die Chitridiaceen zu den Saprolegnieen.[2] In beiden Fällen Reduction des Vegetationskörpers unter Beibehaltung der ungeschlechtlichen Vermehrungsform und unter Geschlechtsverlust bei Entwicklung der Dauersporen.

Dass *Completoria* auch zu den Entomophthoreen Beziehungen zeigt, dürfte nicht gegen, sondern viel eher für ihre Abstammung von Peronosporeen sprechen, da erstere ja, wie kürzlich Brefeld[3] gezeigt hat, ebenfalls aus Peronosporeen abgeleitet werden können.

---

[1] Vergl. Brefeld. Schimmelpilze. Heft IV, pag. 162.

[2] So nach Brefeld, l. c. pag. 164.

[3] L. c. pag. 107 u. 164.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Tafelerklärung.

Fig. 1 (350). Eine Gruppe von Prothalliumzellen (hier wie in allen Figuren von *Aspidium falcatum*) mit einer Pilzcolonie. Von der centralen, von aussen inficirten Zelle aus sind Äste in einige der benachbarten Zellen eingedrungen.

„ 2 (660). Durchschnitt einer Prothalliumzelle mit einem eingedrungenen Pilzschlauche, der an seiner stielförmigen Basis umscheidet und von einer Plasmahülle umgeben ist, welche durch Stränge mit dem wandständigen Protoplasma verbunden ist. Die Pfeile zeigen die Richtungen, in welchen sich die Chlorophyllkörner während der Beobachtung bewegten.

„ 3 (350). Keimende Conidie an der Oberfläche einer Prothalliumrandzelle. α ursprüngliche Conidie, β Keimblase.

„ 4 (800). Seitenansicht des in der früheren Figur dargestellten Präparates. β Keimblase, die die Aussenwand der Prothalliumzelle (*w*) einstülpte und bräunte.

„ 5 (350). Eine entleerte Conidie mit der Keimblase an der Oberfläche einer Prothalliumzelle.

„ 6 (350). Ein ähnliches Präparat in Seitenansicht, um das Eindringen des Keimfadens und die Einstülpung der Membran der Wirthzelle zu zeigen.

„ 7 (350). Eindringen von Seitenästen in eine Nachbarzelle. *w* Durchschnitt der Seitenwand, *h* hyaliner (am Grunde umscheideter) und von einer Protoplasmaschicht umgebener Pilzfaden, h_1 ein anderes älteres Stadium mit kopfförmiger Anschwellung der Spitze und deutlich erkennbarer Plasmahülle.

„ 8 (350). Ein freipräparirter (eine Wirthzelle ganz erfüllender) Schlauchcomplex mit dem nicht umscheideten Stieltheile.

„ 9 (350). Eine Pilzcolonie im Stadium der Conidienbildung. Die in der centralen Zelle (vergl. Fig. 1) liegenden Schläuche haben Sterigmen nach aussen getrieben. An drei derselben sind die Conidien schon abgegliedert, an dem vierten ist dieselbe erst in Bildung begriffen. Nur in einer Nachbarzelle ist ein Nebenast (mit mächtiger Scheide) gezeichnet. Die Abbildung ist natürlich combinirt aus durch verschieden tiefe Einstellung gewonnenen Ansichten.

„ 10 (350). Conidien. *a* eine solche unmittelbar nach ihrer Abschleuderung, *b* die Keimung beginnend, *c* dieselbe weiter vorgeschritten.

„ 11 (350). Abnorme Keimungsstadien von Conidien.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 12 (540). Ein Keimende, Conidie nach Zusatz von verdünnter Kalilösung.

„ 13 (540). Eine keimende Conidie nach Zusatz von Kochsalzlösun- (Contraction des Inhaltes).

„ 14 (540). Ein Träger nach dem Abwerfen der Conidie. *k* Kragen, *c* Columella, *t* Träger.

„ 15 (540). Conidienabschnürung (unter Wasser). *a, b, c* aufeinander folgende Zustände. Vergl. pag. 27

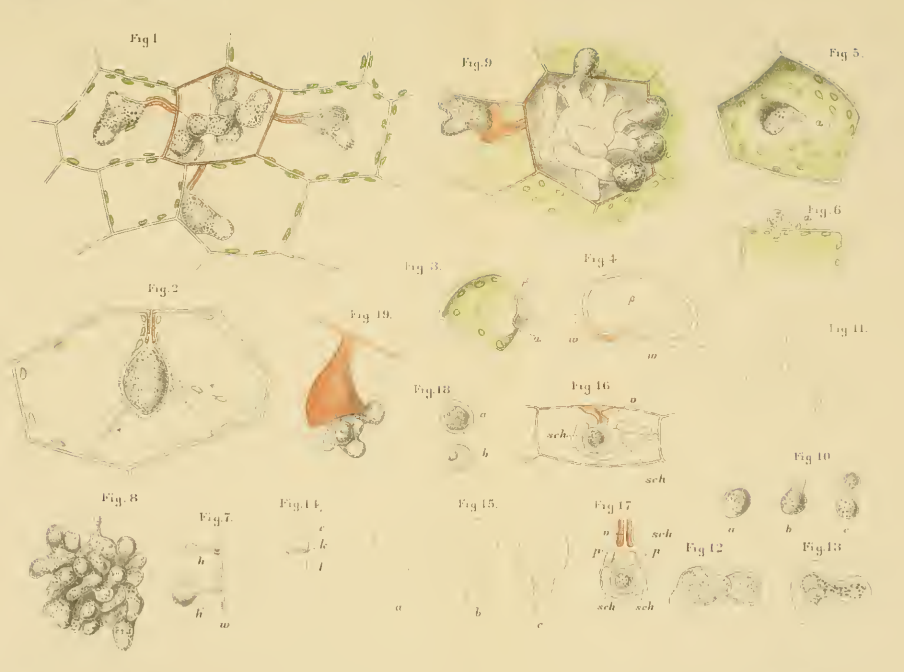
„ 16 (350). Durchschnitt einer Prothalliumzelle mit einer ausgebildeten Dauerspore. *sch* entleerte Schlauchäste. (Einer derselben ist ausnahmsweise fadenförmig verlängert und septirt), *v* Scheide.

„ 17 (350). Eine Dauerspore mit den entleerten Ästen des Mutterschlauches (*sch*), dem umscheideten Stiele (*v*) und dem zusammengezogenen und anliegenden Plasmaschlauche (*p*) der Nährzelle.

„ 18 (350). Frei präparirte Dauersporen. *a* mit vielen kleinen, *b* mit einem grossen Öltropfen.

„ 19 (550). Ein Pilz mit mächtiger, trichterförmiger Scheide. Vergl. pag. 22.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Aut. del. lith. Dr. J. Heitzmann.

K.k. Hof- u. Staatsdruckerei